

Estrategias de alimentación: ¿es posible reducir el comportamiento a tiempo y energía?

L. M. Bautista

Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutierrez Abascal 2, 28006 Madrid

Los modelos de optimización sirven para estudiar comportamientos sencillos como la búsqueda y obtención del alimento. Aceptando que en momentos de necesidad existe una relación directa y positiva entre la ingestión de energía y la eficacia biológica, los animales han de conseguir la mayor cantidad de energía que esté disponible¹. Un comportamiento óptimo es el que obtiene el mayor beneficio después de considerar los costos en los que incurre. En ausencia de otras limitaciones, los animales que buscan alimento deciden el tipo de presa o el tiempo que permanecen en un mismo lugar en función de la cantidad de energía que obtienen, la energía que gastan y el tiempo que invierten en el proceso²⁻⁴. Estas tres variables se pueden relacionar de varias formas, procurando que la energía obtenida por unidad de tiempo sea máxima (maximización de la tasa de obtención de energía neta) o que la energía obtenida por unidad de energía empleada sea máxima (maximización de la eficiencia en la obtención de energía)^{1, 5-9}.

Estas reglas permiten explicar porqué los animales eligen en ocasiones presas que han sido ignoradas en otras circunstancias (estudios de selección de dieta). También es posible entender que el tiempo de permanencia en una parcela de alimentación no sólo depende de la cantidad de alimento que hay en ella disponible. El tiempo que se ha tardado en llegar o la cantidad media de alimento del ambiente explican también la duración de la estancia (estudios de uso del espacio)¹⁰. Los animales que además de buscar alimento han de transportarlo a un lugar fijo, como por ejemplo las aves durante la cría, insectos coloniales o algunos grandes felinos que han de alimentar a sus prole, cambian su comportamiento según la energía o el tiempo que tengan que emplear en el transporte del alimento al regresar al lugar de partida (estudios de alimentación desde un lugar central)¹¹. Un valor añadido que se obtiene cuando se analiza el comportamiento mediante el empleo de modelos de optimización es la necesaria formalización del problema mediante reglas numéricas. Las hipótesis y asunciones que han de cumplirse en la aplicación de estos modelos obligan a realizar un programa de investigación ordenado¹, proponiendo predicciones medibles, bien de manera cuantitativa o cualitativa, que permitan avanzar en el proceso del conocimiento, rechazando las hipótesis de partida y formulando otras nuevas.

Estrategias de alimentación: ¿es posible reducir el comportamiento a tiempo y energía?

Para comprobar las predicciones de los modelos de optimización uno de los métodos más útiles es la titulación del comportamiento¹². Las titulaciones se basan en las preferencias que muestran los individuos cuando se les enfrenta a una elección entre fuentes de alimentación que difieren en tasa de oferta de alimento, tiempo de espera, energía gastada, etc. Las titulaciones del comportamiento requieren por tanto dos elementos de ajuste: el que realiza el experimentador al modificar aspectos de una de las opciones y el que realiza el animal al seleccionar el lugar para alimentarse. Con estos elementos de la titulación se mide la equivalencia entre beneficios y costos de la alimentación, y también se ofrecen evidencias de que los animales realizan comparaciones y emplean beneficios y costos marginales para realizar sus decisiones. Estas decisiones pueden afectar a la distribución del tiempo entre ofertas de alimento fijas o variables¹³, o a la regla de alimentación que se maximiza¹⁴. Por la propia naturaleza del comportamiento, los cambios en los elementos del ajuste deben realizarse en tiempo real. Si bien es posible proceder manualmente, es más apropiado que un ordenador realice el trabajo. La automatización del proceso libera al experimentador de la ardua tarea de por ejemplo modificar las ofertas de alimento hasta que se alcanza el equilibrio, además de permitir ejecutar varias titulaciones simultáneas.

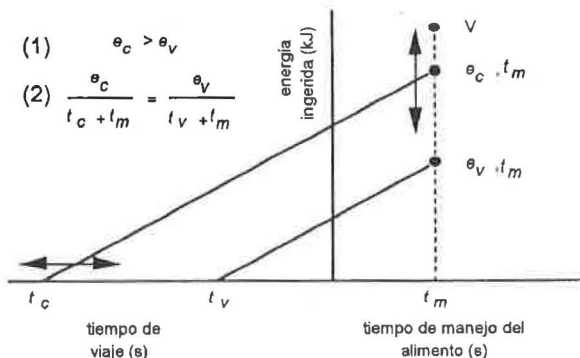


Figura 1. Diagrama de una titulación de tiempo y energía para equilibrar las tasas de ingestión de energía netas de un pájaro que vuela o camina para alimentarse. En el ejemplo la misma cantidad de energía bruta (V) puede ser obtenida volando un tiempo t_v o caminando un tiempo t_c . El tiempo de manejo e ingestión del alimento es t_m . La distancia de vuelo es fijada por el experimentador y el sujeto debe recorrerla antes de obtener alimento. Después de volar se obtiene una energía neta de e_v kJ por visita, porque a la energía bruta V hay que descontar el gasto efectuado durante el vuelo. La distancia a caminar es variable, modificándose por el experimentador hasta que el ave en estudio muestra indiferencia por la forma de alimentarse. Cuanto mayor es la distancia a caminar, mayor tiempo se emplea en recorrerla y menor es la energía neta que se obtiene. Cuando se alcanza el equilibrio, la energía neta obtenida caminando es mayor que volando -ecuación (1)-, pero las tasas de ingestión de energía neta son iguales -ecuación (2)-.

Un ejemplo de una titulación se presenta cuando un ave puede alimentarse entre dos lugares que se alcanzan volando (tiempo de viaje breve pero gasto elevado) o caminando (tiempo largo y gasto pequeño)^{15, 16}. Una de las opciones de alimentación se puede fijar, obligando al sujeto a volar la misma distancia antes de obtener alimento (figura 1), y dejar la otra opción variar según las preferencias del sujeto, de manera que comenzando por una distancia muy corta se tenga que ir aumentando hasta que esta opción deje de ser la preferida. Mediante elecciones repetidas, se llega a un equilibrio en que el sujeto es indiferente para la forma de alimentarse. Alcanzado ese equilibrio, es posible calcular los gastos energéticos en que se incurre por volar y caminar y comparar la equivalencia observada con las predichas por los modelos de maximización de la tasa de energía neta y por la maximización de la eficiencia.

En los últimos años se han ido acumulando pruebas que advierten que la simplicidad de los modelos limita su capacidad predictiva¹⁷⁻¹⁹. La necesidad de reunir teoría y práctica en la investigación del comportamiento alimentario es patente²⁰. El comportamiento alimentario puede superar situaciones nuevas que no han sido contempladas en un modelo numérico. La incertidumbre en la búsqueda de alimento^{21, 22} o el riesgo de inanición por falta de reservas producen comportamientos que no maximizan la ingestión a largo plazo, si no en los instantes siguientes. La existencia de objetivos temporales, como puede ser almacenar alimento para el invierno o reservas grasas suficientes para sobrevivir al período nocturno, han permitido desarrollar modelos de optimización que proponen la existencia de rutinas diarias óptimas, solventando el comportamiento alimentario como una serie de decisiones puntuales²³. Uno de los aspectos candentes en la optimización alimentaria y la titulación del comportamiento es incluir pautas no relacionadas directamente con la alimentación, como el riesgo de depredación y la competencia.

Riesgo de depredación y alimentación óptima

En muchas ocasiones, los lugares en los que la alimentación resulta óptima son sitios donde el riesgo de ser depredado es elevado. ¿Cuál es el grado de presión depredadora que un individuo está dispuesto a soportar para alimentarse en la mejor parcela de su área de alimentación? Se han realizado experimentos y observaciones de campo en los que se miden las preferencias por parcelas peligrosas y con abundante comida, frente a parcelas más seguras, pero con comida escasa.^{24, 25}. Determinar el equivalente energético del riesgo de depredación es una de las tareas más costosas para identificar el comportamiento óptimo cuando existe riesgo de depredación²⁶⁻²⁸.

Un recurso para medir la equivalencia entre depredación y alimentación es titular el comportamiento de los individuos²⁹⁻³¹. El experimentador puede titular el comportamiento modificando las tasas de entrega de alimento³⁰, el riesgo de depredación²⁷, o aspectos particulares de las tasas de entrega de alimento, como el promedio o la varianza de la tasa

Estrategias de alimentación: ¿es posible reducir el comportamiento a tiempo y energía?

de entrega^{21, 22, 32}. Mediante titulaciones, Kotler y Blaustein¹² demuestran que para que dos especies de roedores (*G. allenbyi* y *G. pyramidum*) sean indiferentes al riesgo de depredación es necesario que el alimento en la parcela en la que existe riesgo real de ser atrapados debe ser 4 a 8 veces más abundante que en otras zonas protegidas.

Competencia y alimentación óptima

La teoría de la alimentación óptima predice que los individuos que intentan maximizar la tasa de ingestión se agregan en las zonas cuya densidad de alimento es más elevada. No obstante, en estos lugares la competencia por el alimento reduce la tasa de ingestión de los sujetos menos capaces de defenderse de los ataques y de la interferencia de sus congéneres. En ocasiones es aconsejable abandonar el mejor área de alimentación en favor de zonas más desfavorecidas^{33, 34}. Para aquellos individuos que soportan peor la competencia es más adecuado alimentarse en zonas menos usadas, sacando partido de una situación desventajosa³⁵. Estos individuos "desplazados" llegan incluso a superar la tasa de ingestión que antes obtenían en las zonas más concurridas. El proceso de cambio entre zonas con más o menos competencia y con más o menos alimento se repite en cada individuo. Se establece una distribución en la que las tasas de ingestión son semejantes en todas las zonas, debido a que el efecto perjudicial de la competencia equilibra las diferencias en densidad de alimento^{33, 34}.

El efecto que tiene la competencia sobre la tasa de ingestión se puede investigar mediante titulaciones comportamentales. Para identificar el valor que tiene la competencia en un individuo dentro de un grupo de congéneres, la titulación se realiza entre dos lugares de alimentación que difieran en su oferta de alimento. Variando la oferta de uno de los lugares se varía la proporción de sujetos del grupo que lo ocupan. Cuando el sujeto que estamos midiendo muestra preferencia por el lugar de alimentación que menos recursos ofrece, la diferencia entre las tasas de oferta es una medida del grado de interferencia que está dispuesto a soportar³⁶. Obviamente, en grupos pequeños este valor depende del contexto social o jerarquía del resto del grupo.

Competencia, depredación y alimentación óptima

Cuando los animales que se interfieren al alimentarse son a su vez presas de otros organismos, la equivalencia energética entre riesgo de depredación y competencia pueden ser investigada con simulaciones matemáticas³⁷ o estimada mediante titulaciones del comportamiento. Un caso de estimación directa es el estudio realizado por Grand y Dill (1997)³⁸, en el que el comportamiento gregario de los individuos juveniles de salmón fue equilibrado con la distancia a una cobertura protectora mediante la variación de la oferta de alimento en un río artificial. En dos puntos de este río artificial ofrecieron cantidades de alimento diferentes, provocando que la distribución de los sujetos se ajustase a la oferta de alimento. En el lugar con menos alimento, ofrecieron una cobertura opaca que protegía a

los peces de los ataques simulados de un modelo de ave depredadora. Como resultado, el uso del lugar protegido pero con menos alimento aumentó por los individuos más dominantes, aunque no llegaron a desplazar a los individuos subordinados fuera de la protección. En el lugar descubierto y sin protección, la oferta de alimento fue siempre superior al lugar protegido. Sin embargo, tuvieron que ser añadidas en el lugar descubierto cuarenta y una presas más para conseguir recuperar el equilibrio anterior a la presencia de protección en el lugar con menos alimento. La cantidad de alimento que tuvo que ser añadida es el equivalente energético del riesgo de depredación percibido por los peces y de la competencia que soportan. Como antes se indicaba, este valor depende del contexto social, de las ofertas relativas de alimento entre los dos puntos de alimentación y es diferente para cada individuo.

Una visión reduccionista de la teoría de optimización alimentaria indica que esta sufre el paso del tiempo, acumulándose trabajos que muestran las limitaciones de simplificar en exceso^{17, 19}. Una visión más amplia de esta disciplina de la etología pone de manifiesto que los estudios del comportamiento alimentario que miden costos y beneficios (en otras palabras, un enfoque de optimización) se establecen como una línea de investigación que no se debe ignorar³⁹⁻⁴¹. La teoría de la alimentación óptima aún puede ofrecer nuevos resultados en el estudio del comportamiento.

Referencias

1. D. W. Stephens and J. R. Krebs (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
2. E. R. Pianka (1966) Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47, 1055-1059.
3. R. H. MacArthur and E. R. Pianka (1966) On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603-609.
4. J. M. Emlen (1966) The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* 100, 611-617.
5. D. Lendrem (1986) *Modelling in behavioural ecology: An introductory text*. Timber Press,
6. G. H. Pyke, H. R. Pulliam and E. L. Charnov (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52, 137-154.
7. G. H. Pyke (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 523-575.
8. T. W. Shoener (1971) Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2, 369-404.
9. T. W. Shoener (1986) A brief history of optimal foraging theory. A. C. Kamil, J. R. Krebs and H. R. Pulliam. *Foraging Behavior*. pp: Plenum Press,
10. J. C. Alonso, J. A. Alonso, L. M. Bautista and R. Muñoz-Pulido (1995) Patch use in cranes: a field test of optimal foraging predictions. *Anim. Behav.* 49, 1367-1379.
11. A. Kacelnik and A. I. Houston (1984) Some effects of energy costs on foraging strategies. *Anim. Behav.* 32, 609-614.
12. B. P. Kotler and L. Blaustein (1995) Titrating food and safety in a heterogeneous environment: when are the risky and safe patches of equal value? *Oikos* 74, 251-258.
13. M. Davison and D. McCarthy (1988) *The matching law*. Erlbaum, Hillsdale, New Jersey.
14. M. Bateson and S. C. Whitehead (1996) The energetic costs of alternative rate currencies in the foraging starling. *Ecology* 77, 1303-1307.
15. A. Kacelnik, L. M. Bautista, J. M. Tinbergen and P. Wiersma (1997) Starlings hardly working. Satellite Symposium to the XXV International Ethological Conference. Vienna, Austria.

Estrategias de alimentación:

¿es posible reducir el comportamiento a tiempo y energía?

16. L. M. Bautista, A. Kacelnik and J. M. Tinbergen (1994) Energetic currencies for patch choice in foraging starlings. XXI International Ornithological Congress. Vienna.
17. A. Kacelnik (1993) Leaf-cutting ants tease optimal foraging theorists. *TREE* 8, 346-348.
18. G. J. Pierce and J. G. Ollasen (1987) Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49, 111-118.
19. S. H. Orzack and E. Sober (1994) How (not) to test an optimality model. *TREE* 9, 265-267.
20. P. Kareiva (1989) Renewing the dialogue between theory and experiments. J. Roughgarden, R. M. May and S. A. Levin. *Perspectives in ecological theory*, pp: 68-88. Princeton University Press.
21. T. Caraco, S. Martindale and T. S. Whittam (1980) An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.* 28, 820-830.
22. A. Kacelnik and M. Bateson (1996) Risky theories: The effects of variance on foraging decisions. *Am. Zool.* 36, 402-434.
23. J. McNamara, A. I. Houston and S. L. Lima (1994) Foraging routines of small birds in winter: A theoretical investigation. *J. Avian Biol.* 25, 287-302.
24. S. J. Holbrook and R. J. Schmitt (1988) The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. *Ecology* 69, 125-134.
25. S. L. Lima (1986) Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* 67, 377-385.
26. J. S. Brown, B. P. Cotler and T. J. Valone (1994) Foraging under predation: a comparison of energetic and predation costs in a Negev and Sonoran Desert rodent community. *Aust. J. Zool.* 42, 449-466.
27. M. V. Abrahams and L. M. Dill (1989) A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. *Ecology* 70, 999-1007.
28. A. I. Houston, J. McNamara and J. M. C. Hutchinson (1993) General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Trans. Royal Society London serie B* 341, 375-397.
29. J. S. Brown (1988) Patch use as a indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22, 37-47.
30. I. A. Todd and R. J. Cowie (1990) Measuring the risk of predation in a energy currency: field experiments with blue tits, *Parus caeruleus*. *Anim. Behav.* 40, 112-117.
31. P. Nonacs and L. M. Dill (1990) Mortality risk versus food quality tradeoffs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology* 71, 1886-1892.
32. L. A. Real (1981) Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology* 62, 20-26.
33. S. D. Fretwell and H. L. Lucas (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* 19, 16-36.
34. S. D. Fretwell (1972) *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
35. L. M. Bautista, J. C. Alonso and J. A. Alonso (1995) A field test of ideal free distribution in flock-feeding common cranes. *J. Anim. Ecol.* 64, 747-757.
36. M. Milinski and G. A. Parker (1991) Competition for resources. J. R. Krebs and N. B. Davies. *Behavioural Ecology*, pp: 137-168. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
37. A. L. Moody, A. I. Houston and J. McNamara (1996) Ideal free distributions under predation risk. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38, 131-143.
38. T. C. Grand and L. M. Dill (1997) The energetic equivalence of cover to juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): ideal free distribution applied. *Behav. Ecol.* 8, 437-447.
39. G. Perry and E. R. Pianka (1997) Animal foraging: past, present and future. *TREE* 12, 360-364.
40. G. A. Parker and J. Maynard Smith (1990) Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348, 27-33.
41. J. Maynard Smith (1978) Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9, 31-56.